УЛК 576.895.121

РАЗВИТИЕ ЛЯРВОЦИСТ ТИПА ЦИКЛОЦЕРК

К. В. Регель

В эксперименте прослежено развитие личинок типа циклоцерк у цестод Microsomacanthus arcuata (Kowalewski, 1904) и M. microskrjabini Spassky et Jurpalova, 1964 (Hymenolepididae). Для последнего вида дополнительно приведены данные о сроках развития цестоды в облигатных окончательных хозяевах. Обсуждаются особенности морфологии и формирования циклоцерков как самостоятельного типа личинок.

Личинка типа циклоцерк была описана Котельниковым (1965, 1971) у цестод рода Fimbriaria Froelich, 1802 и Orientolepis Spassky et Jurpalova, 1964 (Hymenolepididae). Гуляев (1982), изучив строение зрелых личинок от спонтанно зараженных гаммарусов и лярвогенез Microsomacanthus paramicrosoma (Gasowska, 1931) в циклопах, пришел к выводу, что циклоцерк не является самостоятельным типом цистицеркоида. Он отмечает, что в копеподах формируется типичная церкоциста, лишенная экзоцисты, а в гаммарусах последняя является производной перикардиальной септы. Однако из текста неясно, проверена ли автором экспериментально видовая принадлежность личинок из спонтанно зараженных гаммарусов. Кроме того, неправомерно отвергать существование циклоцерка как самостоятельного типа личинки, не изучив лярвогенез цестод рода Fimbriaria, для которых впервые была описана обсуждаемая модификация.

«Для выяснения самостоятельности данного типа личинки мы поставили ряд экспериментов с представителями родов Fimbriaria и Microsomacanthus Lopez-Neyra, 1942. Выявлено, что развитие личинок изученных видов рода Fimbriaria протекает по циклоцеркоидному типу ¹ и не отличается от описанного Котельниковым (1965). Для личинок цестод рода Microsomacanthus свойствен полиморфизм. Так, лярвогенез M. spasskii Tolkatcheva, 1965 и M. spiralibursata Czaplinski, 1965 протекает по обычному для церкоцист типу, а при заражении промежуточных хозяев «яйцами» M. arcuata (Kowalewski, 1904) и M. microskrjabini Spassky et Jurpalova, 1964, описанном в данной статье, развиваются личинки типа циклоцерк.

материал и методика

Материалом для данной статьи послужили результаты экспериментальных и полевых наблюдений, проведенных на Чаунском стационаре ИБПС ДВНЦ АН СССР (северо-западная Чукотка) в 1978—1984 гг. Инвазионный материал получали при вскрытии спонтанно зараженных птиц. Кроме того, зрелые стробилы М. microskrjabini выращены экспериментально, путем скармливания естественно инвазированных гаммарусов «стерильным» птенцам очковой гаги Somateria fischeri (Brandt), морской чернети Aythya marila (L.) и морянки Clangula hyemalis (L.). Пакеты «яиц», собранные из помета и при вскрытии опытных птенцов, также использованы для заражения промежуточных хозяев.

 $Microsomacanthus\ arcuata\ -$ типичный паразит морской чернети. Из 17 вскрытых птиц были заражены 11 (взрослые и молодые). Интенсивность инвазии до 75 экз. При изучении лярвогенеза $M.\ arcuata$ в качестве промежуточных хо-

¹ Результаты будут опубликованы отдельно.

зяев использованы остракоды Candona sp. и C. hamworthi Scott, 1899. Чтобы исключить естественную инвазию рачков, их собирали в озерах ранней весной, отлавливали личинок остракод, пересаживали в аквариумы со стерилизованным детритом и по достижении ими половозрелого состояния использовали в эксперименте. Контакт рачков с инвазионными «яйпами» длидся от нескольких часов по суток. После заражения остракол отмывали, пересаживали в чашки Петри с небольшим количеством воды и стерилизованного детрита и содержали в термостатированных камерах с температурой 5, 15, 20°. Всего было поставлено 5 экспериментов. Экстенсивность инвазии составила 50—100 % при интенсивности до 40 личинок; при высокой инвазии большинство личинок находились на ранних стадиях развития и только единичные (2-6 экз.) достигали эрелости.

M. microskrjabini обнаружен в Чаунской низменности при обследовании очковой гаги (1 из 33, взрослая — 4 экз.) и морянки (13 из 130, взрослые и молодые — до 200 экз.). В качестве промежуточных хозяев в эксперименте использованы гаммарусы Gammarus pulex extensus Martynov, 1931, отловленные в водоемах, где предварительным исследованием спонтанная инвазия рачков не выявлена. Заражение проводили в кристаллизаторах, помещая одинаковое количество рачков и пакетов «яиц» M. microskrjabini, затем гаммарусов пересаживали в кюветы с небольшим количеством воды и мха Drepanocladus exannulatus (В. S. G.). Рачков содержали при температуре 18-20° или при 10-15°. Всего проведено 3 эксперимента. Экстенсивность инвазии составила 9-40 % при интенсивности 10-60 личинок.

₹Личинок изучали, извлекая из тела рачков, в 0.6%-ном растворе NaCl. «Яйца» и личинок измеряли, зарисовывали и фотографировали в живом состоянии. Промеры крючьев и толщины оболочек капсулы осуществляли на фиксированных личинках, просветленных в поливиниловом спирте.

Идея исследования лярвогенеза M. microskrjabini была подсказана нам С. К. Бондаренко, которая в 1973 г. впервые обнаружила в Чаунской низменности естественно инвазированных гаммарусов, вырастила зрелых цестод в птенцах очковой гаги, а затем — зрелых личинок в рачках.3

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Лярвогенез M. arcuata. «Яйца» этих цестод одиночные мелкие, сферические (рис. 1, a), размером $0.048-0.055\times0.050-0.058$ мм. Зернистая оболочка $0.035 - 0.050 \times 0.045 - 0.053$ (мм; эмбриофора $-0.025 - 0.035 \times 0.035 - 0.035 \times 0.035 = 0.035 \times 0.035 \times 0.035 = 0.035 \times 0.035 \times 0.035 \times 0.035 \times 0.035 = 0.035 \times 0.03$ $0.050\,$ мм; онкосфера $0.020-0.025 \times 0.027-0.033\,$ мм; эмбриональные крючья 0.011 мм. Стенки эмбриофоры толстые, на полюсах достигают 0.005 мм.

Онкосфера, освободившись от наружных оболочек «яйца», проникает в полость тела остракоды, в спинной отдел миксоцеля. Уже через несколько часов после заражения вокруг онкосфер, еще не потерявших двигательной активности, выявляется прозрачная экзоциста $0.030-0.036\times0.025-0.032$ мм, с толщиной стенки 0.003-0.005 мм (рис. 1, б). Размеры онкосфер $0.023-0.026\times0.018$ — 0.023 MM.

После метаморфоза, во время которого происходит редукция желез проникновения и мускулатуры эмбриональных крючьев, начинается рост личинки (рис. 1, ϵ). На 3-й день после заражения 4 размер экзоцисты составляет 0.038 — $0.050 \times 0.040 - 0.051$ мм, а тела личинки $-0.033 - 0.036 \times 0.036 - 0.047$ мм. В возрасте 3—4 сут появляется первичная полость (рис. 1, г). На 5-е сутки она имеет размер $0.025-0.030\times0.030-0.037$ мм; диаметр тела личинки 0.047-0.060 мм, экзоцисты 0.055—0.065 мм. Интенсивный рост личинки продолжается. К началу морфогенеза (7—8-й дни) диаметр экзоцисты составляет уже 0.101— 0.115 мм, тело личинки $0.076 - 0.092 \times 0.085 - 0.103$ мм, диаметр первичной полости 0.035—0.040 мм.

На стадии ранней метамеры личинка удлиняется (рис. 1, ∂), первичная полость смещается к заднему концу ее тела. У поздней метамеры дифференциация

² Определение Л. С. Благодатских.

³ Мы выражаем искреннюю благодарность С. К. Бондаренко за постоянную помощь и внимание к нашим исследованиям и за любезно предоставленные материалы и методические рекомендации.

Здесь и далее даны сроки развития при температуре 20 °C

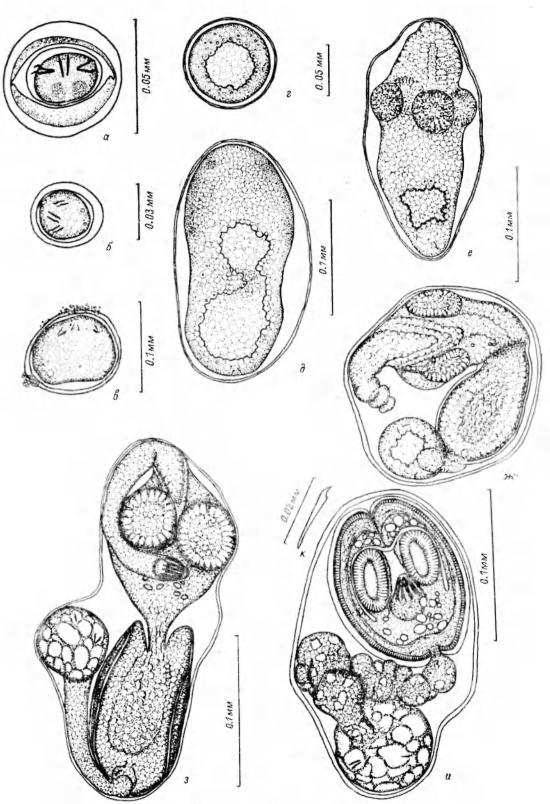


Рис. 1. Лярвогенез Microsomacanthus arcuata.

a — «яйцо»; b — онкосфера; b — стадия мегалосферы (по Скрябину и Матевосян, 1945); b — первичная полость; b — удлинение личинки; b — поздняя метамера; b — ранний сколексогенез; b — поздний сколексогенез, перед инвагинацией; b — зрелый циклоцерк; b — крючок хоботка.

органов сколекса (рис. 1, e) наблюдается до появления церкомерной борозды и формирования зачатка эндоцисты. Размер экзоцисты таких личинок составляет $0.178-0.243\times0.090-0.124$ мм, длина тела личинки 0.170-0.238 мм, ширина в области сколекса 0.075-0.130 мм, диаметр зачатка цисты и хвоста 0.055-0.070 мм.

На стадии раннего сколексогенеза (10-11-й дни) происходит формирование хоботково-влагалищного комплекса, эндоцисты и церкомера. Личинка изгибается внутри экзоцисты, размер которой составляет $0.175-0.216\times0.105-0.170$ мм. Длина тела личинок, извлеченных из наружной цисты, 0.175-0.355 мм. Размер сколекса $0.064-0.092\times0.080-0.092$ мм, хоботка $0.054-0.088\times0.030-0.054$ мм, присосок $0.032-0.040\times0.025-0.030$ мм, шейки $0.010-0.068\times0.028-0.068$ мм, зачатка эндоцисты $0.072-0.125\times0.055-0.080$ мм, длина хвоста 0.086-0.102 мм. Церкомер M. arcuata имеет своеобразную форму $\{(\text{рис. 1, } \boldsymbol{x}).$ Он состоит из дистального вздутия, диаметром 0.048-0.053 мм, соединенного с каудальным отделом эндоцисты тяжем шириной 0.027-0.028 мм.

На стадии позднего сколексогенеза (11-13-й дни) происходит завершение развития сколекса личинки. Размер экзоцисты таких личинок составляет $0.150-0.190\times0.145-0.173$ мм, толщина ее стенки 0.002-0.004 мм. Размер внутренней цисты $0.075-0.127\times0.055-0.092$ мм, шейки $0.038-0.076\times0.025-0.060$ мм, сколекса $0.063-0.093\times0.058-0.075$ мм, присосок $0.038-0.040\times0.025-0.035$ мм, хоботка $0.075-0.127\times0.020-0.025$ мм. Хоботковых крючьев 10, их длина 0.015-0.018 мм, лезвие очень короткое, около 0.002 мм длины. Общая длина хвостового придатка 0.075-0.140 мм, ширина проксимальной части хвоста 0.012-0.030 мм, диаметр дистального вздутия 0.038-0.070 мм (рис. 1,3).

Зрелые циклоцерки M. arcuata (14-й день) имеют овальную форму (рис. 1, u). Размер экзоцисты $0.132-0.170\times0.145-0.135$ мм; эндоцисты $0.140-0.135\times0.084-0.109$ мм, ее наружная оболочка толстая 0.003-0.005 мм, гиалиновый слой с отростками 0.002 мм, паренхиматозный 0.002-0.007 мм, фиброзный очень тонкий — менее 0.001 мм. Размер сколекса $0.064-0.074\times0.056-0.069$ мм, присоски $0.038-0.041\times0.023-0.031$ мм, хоботок втянут в хоботковое влагалище, хоботковые крючья (рис. 1, κ) 0.016-0.018 мм, лезвие 0.002-0.003 мм. Сколекс окружен шейкой с небольшим количеством известковых телец. Хвостовой придаток, особенно его дистальная часть, содержит крупные вакуоли 0.013-0.018 мм в диаметре. Эмбриональные крючья 0.011 мм, расположены в дистальной части хвоста.

Таким образом, при температуре 20° личинки M. arcuata созревают на 13-15-е сутки после заражения. При 15° первые зрелые циклоцерки отмечены лишь через месяц после начала эксперимента. Понижение температуры до 5° привело к резкому удлинению сроков развития личинки: закладка первичной полости отмечена только на 37-й день, а далее до 74-го дня наблюдалось лишь незначительное увеличение размеров личинок. С 75-го дня остракод содержали при температуре 20° , что привело к ускорению развития — через 9 дней в одной остракоде были обнаружены 1 зрелая личинка и 6 — на стадии сколексогенеза. Через 90 дней после заражения во всех рачках найдены только зрелые циклоцерки (4-6) экз.).

Лярвогенез M. m i c r o s k r j a b i n i. «Яйца» этого вида 0.058— 0.072×0.043 —0.066 мм, объединены в крупные пакеты овальной или шаровидной формы (рис. 2, a; см. вкл.), размером 0.398— 0.605×0.318 —0.575 мм, пакеты содержат до 200 «яиц». Размер эмбриофор 0.038— 0.052×0.035 —0.042 мм, онкосфер 0.030— 0.035×0.020 —0.029 мм, длина эмбриональных крючьев 0.012 мм.

Лярвогенез M. microskrjabini прослежен от стадии первичной полости. В полости тела рачка личинки локализуются на стенках средней кишки. На 13-й день после заражения (при 10-15 °C) личинки имеют размер $0.082-0.97\times \times 0.089-0.097$ мм, первичная полость $0.058-0.060\times 0.046-0.058$ мм, эмбриональные крючья 0.012 мм. При $18-20^\circ$ развитие протекает значительно быстрее и личинки уже на 8-й день имеют вдвое большие размеры и удлиненную форму. Во всех случаях личинки окружены плотно прилегающей наружной цистой с толщиной стенки 0.001 мм (рис. 2, 6).

Стадия метамеры отмечена на 9-й день при 18-20 °C и на 20-й день при 10-15°. Размер экзоцисты личинок составляет $0.288-0.354\times0.162-0.270$ мм.

Рост и дифференциация личинки проходят с одновременным изгибом ее внутри экзоцисты. Небольшой перехват подразделяет тело личинки на две части. Размер зачатка внутренней цисты и хвоста $0.212-0.290\times0.174-0.211$ мм, сколекса и шейки $0.165-0.232\times0.102-0.145$ мм. Первичная полость смещена в заднюю половину личинки и достигает 0.120 мм в диаметре. На заднем полюсе личинки намечается церкомерная борозда (рис. 2, θ).

На 13-й день при $18-20^\circ$ в гаммарусе с высокой интенсивностью инвазии (более 40 экз.) наблюдали личинок на разных стадиях развития — от стадии первичной полости до раннего сколексогенеза (рис. 2, z, ∂). На стадии раннего сколексогенеза происходит формирование всех отделов личинки: сколекса, шейки, внутренней цисты и церкомера. На последнем этапе раннего сколексогенеза на границе хоботка и хоботкового влагалища появляются зачатки хоботковых крючьев (рис. 2, ∂). Размер экзоцисты таких личинок $0.290-0.383\times0.252-0.322$ мм, ширина сколекса 0.122-0.142 мм, хоботка 0.073-0.102 мм, длина хоботково-влагалищного комплекса 0.218-0.290 мм, размер присосок $0.084-0.099\times0.41-0.046$ мм. Размер внутренней цисты $0.200-0.232\times0.157-0.174$ мм. Хвостовой придаток в начале раннего сколексогенеза (рис. 2, z) имеет размер $0.247-0.257\times0.087-0.104$ мм, на последнем этапе раннего сколексогенеза ширина хвостового придатка составляет 0.050-0.052 мм, длину его измерить не удалось.

Завершение сколексогенеза происходит на 15-17-й дни развития при $18-20^\circ$ (рис. 2, e) и на 30-32-й дни — при $10-15^\circ$. Размер наружной цисты не увеличивается, эндоцисты $0.165-0.253\times0.115-0.178$ мм, шейки $0.150-0.273\times0.098-0.127$ мм, сколекса $0.113-0.253\times0.115-0.200$ мм, хоботка $0.050-0.115\times0.038-0.075$ мм, диаметр присосок достигает 0.070 мм, длина хоботковых крючьев 0.050-0.062 мм, лезвия 0.015-0.020 мм. Длина церкомера у личинок, извлеченных из наружных цист, 0.460-0.518 мм, ширина 0.040-0.050 мм.

Зрелые циклоцерки впервые обнаружены на 33-й день развития при температуре 10—15°. При 18—20° опыт не был завершен. Однако можно полагать, что зрелые личинки при этой температуре созревают на 15—19-й дни после заражения.

Зрелые циклоцерки M. microskrjabini имеют овальную форму (рис. 2, \varkappa). Хвостовой придаток обычно оплетает внутреннюю цисту, но при разрушении экзоцисты расправляется в единый тяж, сохраняющий связь с телом личинки (рис. 3, a). Однако длина церкомера зависит от интенсивности инвазии рачка и не превышает диаметра эндоцисты при интенсивности более 100 экз. В таких личинках церкомер локализуется у каудального полюса эндоцисты. Размер циклоцерков при интенсивности 60-66 экз. $0.365-0.410\times0.275-0.350$ мм, внутренняя циста $0.330-0.360\times0.224-0.300$ мм, ее наружная оболочка 0.003-0.005 мм, гиалиновая с отростками 0.003-0.007 мм, паренхиматозная 0.005-0.011 мм, фиброзная 0.005-0.007 мм. Размер сколекса $0.127-0.200\times0.115-0.162$ мм, толщина шейки 0.010-0.023 мм, известковых телец много, более 200. Хоботок размером $0.092-0.100\times0.052-0.060$ мм, втянут в хоботковое влагалище; присоски $0.057-0.075\times0.046-0.070$ мм, хоботковые крючья (рис. 3, 6) 0.058-0.063 мм, лезвие крючьев 0.018-0.020 мм.

Размеры зрелых личинок M. microskrjabini из спонтанно зараженных гаммарусов широко варьируют и обусловлены в основном большим или меньшим разрастанием хвостового придатка в зависимости от интенсивности инвазии. Размер циклоцерков при минимальной интенсивности (3 экз.) достигал $0.716-0.784\times0.549-0.591$ мм, а при высокой — более 100 экз. — был вдвое меньше $0.352-0.375\times0.284-0.318$ мм. При этом размеры эндоцист отличаются незначительно: $0.352-0.375\times0.289-0.352$ мм — в первом случае, $0.318-0.352\times0.250-0.273$ мм — во втором.

Экспериментальное заражение птенцов очковой гаги, морской чернети и морянки, выращенных из яиц в лабораторных условиях, позволило подтвердить видовую принадлежность личинок *M. microskrjabini* из спонтанно зараженных гаммарусов и выяснить сроки развития ленточной фазы в облигатном окончательном хозяине. ⁵ Первые пакеты «яиц» в помете утят всех указанных выше

 $^{^{5}}$ Мы впервые регистрируем этот вид у очковой гаги (в природе и в эксперименте) и морской чернети (в эксперименте).

видов обнаружены на 5—6-е сутки после заражения. Массовый выход пакетов наблюдался в течение последующих 5—8 сут. В дальнейшем их количество резко снижалось. Вскрывая птенцов в разные сроки после заражения, мы получили более 500 экз. *М. microskrjabini* на разных стадиях развития и обнаружили, что созревание «яиц» происходит в отторгнутых маточных члениках в кишечнике хозяина. Поэтому о степени зрелости этих цестод мы судили по нахождению в содержимом кишечника отторгнутых зрелых маточных члеников или отдельных пакетов «яиц». Каждый маточный членик выделяет один пакет.

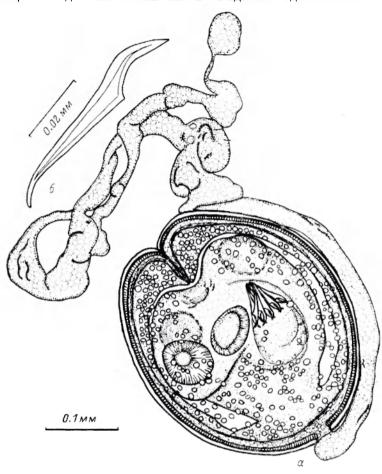


Рис. 3. Зрелая личинка Microsomacanthus microskrjabini. а — циклоцерк с разрушенной экзоцистой; б — крючок хоботка.

Ленточная фаза M. microskrjabini имеет характерное строение копулятивных органов, что позволяет с уверенностью диагностировать этот вид. Однако длина крючьев у изученных нами экземпляров (0.055-0.063) превышает указанную в литературе: в первоописании вида 0.053-0.056 мм (Спасский, Юрпалова, 1964, 1966), по другим авторам — 0.044-0.053 мм (Толкачева, 1966), 0.039-0.043 мм (Denny, 1969). У экземпляров, экспериментально выращенных Бондаренко, минимальная длина 0.051-0.052 мм (3 экз.), максимальная 0.058-0.062 мм (14 экз.).

Помимо различий в длине крючьев хоботка, описанные Денни (Denny, 1969) цестоды отличаются более крупными размерами сумки цирруса; иной «упаковкой» зрелых «яиц», которые расположены цепочкой в «трубке» (с. 809), и кругом окончательных хозяев (поганки — Podiceps grisigena, Aechmophorus occidentalis — в природе и чернети — Aythya affinis, A. americana — в эксперименте). В описании зрелых личинок из экспериментально зараженных гаммарусов G. lacustris автор отмечает, что они часто окружены оболочками из желеобразного ве-

щества. Вероятно, таким образом Денни описывает экзоцисты личинок типа циклоцерк.

Указанные различия в видовом составе окончательных хозяев и в некоторых морфометрических характеристиках азиатских и американских экземпляров M. microskrjabini, возможно, обусловлены их таксономической неидентичностью или наличием значительной морфологической изменчивости вследствие географической изоляции.

Таким образом, личинок изученных видов цестод рода Microsomacanthus мы относим к типичным циклоцеркам, что подтверждает предположение Котельникова (1971) о более широком распространении этого типа личинок среди гименолепидид. Однако, учитывая изменчивость таких признаков, как форма и длина хвостового придатка, следует уточнить характеристику церкомера, данную Котельниковым: «Церкомер, форма и длина которого подвержены значительной межвидовой или внутривидовой изменчивости, расположен в полости экзописты и может в виде кольца опоясывать собственно писту».

Явление полиморфизма личинок описано ранее для двух родов сем. Hymenolepididae (Бондаренко, Контримавичус, 1976; Bondarenko, Kontrimavichus, 1976)—A ploparaksis Clerc, 1903 и Wardium Mayhew, 1925. Однако не исключено, что принадлежность личинок рода Microsomacanthus к разным типам может указывать и на его таксономическую неоднородность. Для исключения этой возможности необходимы дальнейшие исследования по биологии и экологии этой многочисленной группы цестод.

Литература

- Бондаренко С. К., Контримавичус В. Л. Дифференциация промежуточных хозяев и полиморфизм личинок у цестод рода Wardium Mayhew, 1925. ДАН СССР, 1976, т. 230, вып. 2, с. 489—491.
- Гуляев В. Д. Эволюция защитных эмбриоадаптаций церкоидов Cyclophyllidea (Cestoda). —

- Гуляев В.Д. Эволюция защитных эмбриоадаптаций церкоидов Cyclophyllidea (Cestoda). Автореф. канд. дис. М., 1982. 16 с. Котельник и ков Г.А. Развитие цестод рода Fimbriaria Froelich, 1802. В кн.: Матер. научн. конф. ВОГ. Ч. 3. 1965, с. 136—141. Котельник образовать и ков Г.А. Типология личиночных форм у цестод семейства гименолепидид. В кн.: Матер. научн. конф. ВОГ. вып. 22. 1971, с. 116—126. Спасский А.А., Юрпалова Н.М. Первые итоги изучения гименолепидид гусиных птиц Чукотки. Матер. научн. конф. ВОГ. Ч. 2. 1964, с. 166—171. Спасский А.А., Юрпалова Н.М. Цестоды рода Microsomacanthus (Hymenolepididae) от гусиных птиц Чукотки. Паразиты животных и растепий. Кишинев, 1966, вып. 2 с. 15—249 вып. 2, с. 15—49.
- выш. 2, с. 15—49.

 Толкачева Л. М. К цестодофауне гусиных птиц низовья Енисея и Норильских озер. Тр. ГЕЛАН; 1966, т. 17, с. 211—239.

 Воп daren ko S. K., Kontrimavichus V. L. Polymorphism of larvae of the genus Aploparaksis Clerc, 1903 (Hymenolepididae). Folia Parasitologica (Praha), 1976, vol. 23, p. 39—44.

 Denny M. Life-cycles of helminth parasites using Gammarus lacustris as an intermediate
- host in a Canadian lake. Parasitology, 1969, vol. 59, p. 795-827.

Институт биологических проблем Севера двиц ан ссср, Магадан

Поступила 27 VI 1984 после доработки 7 I 1985

DEVELOPMENT OF LARVOCYSTS OF CYCLOCERCUS TYPE

K. V. Regel

SUMMARY

Peculiarities of morphology and formation of cyclocerci as an independent type of larvae of cestodes are discussed. Larvogenesis of cyclocerci of Microsomacanthus arcuata (Kowalewski, 1904) and M. microskrjabini Spassky et Jurpalova, 1964 (Hymenolepididae) is described in detail. The author's and literary morphometrical characteristics of asiatic and american specimens of M. microskrjabini are compared. Their taxonomic non-identity is suggested.

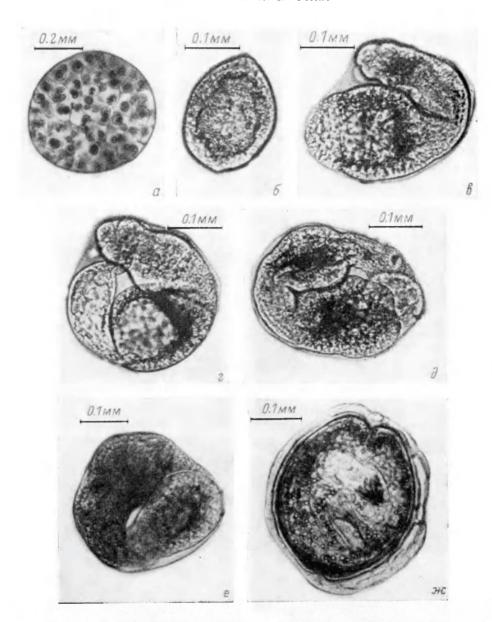


Рис. 2. Лярвогенез Microsomacanthus microscrjabini. a — пакет «яиц»; b — первичная полость; b — поздняя метамера; b — ранний сколексогенез; b — поздний сколексогенез, хоботок инвагинирован; b — зрелый циклоцерк.